их происхождения. Капсула хозяина выполняет у акантелл защитную функцию на ранних стадиях постэмбрионального развития — удаление ее у зрелых личинок не индуцирует гемоцитарную реакцию. У циклоцерков, имеющих аналогичную по структуре оболочку, высокая чувствительность к защитным реакциям хозяина сохраняется и у зрелых личинок. Тегумент личиночных оболочек не обеспечивает защиту цистицеркоидов от инкапсуляции при пересадке неестественному хозяину. Однако секреция им мембранного материала, обладающего цитолитическим действием, создает предпосылки для преодоления клеточной реакции хозяина и, таким образом, для гостальной радиации на личиночной стадии жизненного цикла.

Краснощеков Г. П. Лярвогенез и морфологическая изменчивость тегумента высших цестод : Автореф. дис. ... докт. биол. наук.— М., 1982.— 42 с.
Краснощеков Г. П., Томиловская Н. С. Морфология и развитие цистицеркоидов Paricterotaenia porosa (Rudolphi) (Cestoda : Dilepidida) // Паразитология.— 1978.— **12**, вып. 2.— С. 108—115.
Краснощеков Г. П., Плужников Л. Т., Томиловская Н. С. Изменения церкомера моноцерков дилепидид в полости цистицеркоида и в гемоцеле неспецифического хозяина // Там же.— 1989.— **23**, вып. 1.— С. 54—59.
Краснощеков Г. П., Томиловская Н. С. Изменения личиночного тегумента цистицеркоидов при трансплантации неспецифическому хозяину // Там же.— 1989.— **23**, вып. 6.— С. 39—44.
Collin W. K. Electron microscopy of postembrionic stages of the tapeworm Hymenolepis citelli // J. Parasitol.— 1970.— **56**, N 6.— P. 1159—1170.
Crompton D. The envelop surrounding Polymorphus minutus (Goeze 1792) (Acanthocephala) during its development in intermediate host Gammarus pulex // Parasitology.— 1964.— **54**, N 3.— P. 721—735.
Heyneman D., Voge M. Host-response of the flour-beetle Tribolium confusum to infections with Hymenolepis diminuta // J. Parasitol.— 1971.— **57**, N 6.— P. 881—886.
Rotheram S., Crompton D. Observations on the early relationship betweem Moniliformis dubius (Acanthocephala) and The hemocyte of the intermediate host Periplaneta americana // Parasitology.— 1972.— **64**, N 1.— P. 75—121.
Salt G. The cellular defence reactions of insects.— Cambridge : Univ. Press, 1970.— 118 p.

Институт экологии Волжского бассейна
АН СССР (Тольятти)
Получено 22.01.90

Gammarid Response to Homo- and Heterotransplantation of the Helminth Larvae. Krasnoshchekov G. P., Tomilovskaya N. S.— Vestn. zool., 1991, N 4.— Results of passage experiments with *Polyomorphus* sp. acanthellae and *Microsomacanthus microskrjabini* cyclocercae into the Gammarus body cavity.

УДК 638.121

А. Д. Комиссар

ТЕРМОПРЕФЕРЕНДУМ МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ В СОСТАВЕ СЕМЬИ ВО ВРЕМЯ ЗИМОВКИ

Зимовка является критическим периодом в жизни медоносных пчел, и в среднем 10 % пчелиных семей зимой погибает. Процессы, происходящие в зимнем клубе, изучены недостаточно, хотя известны температурная структура клуба, его газовый режим, температурная зависимость метаболизма и даже зарегистрирована динамика тепловыделения отдельной пчелы при перемещении ее в пределах клуба (Esch, 1960). Несмотря на существование огромного количества разрозненных фактов из жизни пчелиной семьи зимой, не существует единой теории, которая могла бы объяснить механизмы терморегуляции в клубе и предсказать оптимальный температурный режим.

Оптимальные температурные условия содержания насекомых обычно определяются их термопреферендумом (ТП). Практическая реализация оптимальных условий осложняется существованием их суточного ритма и зависимостью от меняющегося физиологического состояния насекомых. Принудительные постоянные уровни, возникающие в обычных термостатах, по этой причине могут отрицательно влиять на насекомых (Чернышев, 1984).

Для изучения термопреферендума насекомых применяют градиент-приборы, в которых рабочий объем примыкает к горизонтальной металлической пластине, нагреваемой с одной и охлаждаемой с другой стороны. В такой прибор можно поместить только несколько особей, но для большинства насекомых полученные результаты соответствуют наблюдениям в природе. Медоносные пчелы, обычно живущие семьями от 5 до 50 тыс. особей, в небольших группах (менее 50 особей) резко изменяют поведение, проявляя повышенную активность в приборе вплоть до истощения и гибели (Рагим-Заде, 1975), а предпочитаемыми температурами были 28 и 33° (Heran, 1952), 32—39° (Bruckner, 1976). Но как известно, в естественных условиях пчелы собираются в зимний клуб только при температуре ниже 12°, а при более высоких температурах рассредоточены по сотам и вовсе не стремятся в зону повышенных температур.

Методика. Был использован градиент-прибор (рис. 1) с вертикальным градиентом температуры, принцип действия которого основан на том, что в любом объеме с нагревателями за счет низкой теплопроводности воздуха в направлении сверху вниз и за счет конвекции воздуха существует вертикальный градиент температуры. Подбором местоположения и мощности нагревателей можно достичь почти линейного градиента температуры. Температура в нижней части прибора определяется температурой рабочего помещения: в нашем случае прибор устанавливали в подвале, где поддерживали температуру не выше 8°. Размещение в рабочем объеме прибора предметов с низкой теплопроводностью практически не изменяет установившегося перепада температур, что позволяет изучать ТП мелких беспозвоночных на предметах из среды их обитания (грунт, растения, древесина). Вначале пчел помещали в прибор на соте, но оказалось, что замена сота деревянной пластиной, покрытой воском, не изменяет их поведение. Для фоторегистрации использовали постоянное слабое освещение, направленное снизу вверх: это выманивало сильно возбужденных пчел в низкотемпературную зону и приводило к их успокоению. Экспозиция фотосъемки — 4—10 сек: при очень низкой общей активности пчел нерезкими получались только активные пчелы. Величина градиента температуры — 2 град/см: при этом в верхней части прибора температура достигала 45—50°.

Группы пчел вместе с матками запускали в прибор обычно в декабре, наблюдения начинали через 2 недели. Семейки обычно хорошо переносили содержание в приборе и доживали до весны без существенных потерь пчел. За время опытов под наблюдением перезимовало 19 семеек, имеющих от 80 до 300 пчел с матками.

Результаты. На протяжении всей зимовки пчелы располагаются на поверхности пластины почти равномерно (рис. 2). Нижняя температурная граница (на уровне кончиков брюшек) 15° (в редких случаях 12°). Обычно сразу после заселения нижняя граница составляла 20° и только через 3 сут постепенно падала до 15°. Верхняя граница 36° (иногда 39°).

Количество активных пчел обычно не превышает 5—10 % общего числа пчел в приборе и подвержено суточной ритмике (в дневные часы активных пчел больше). Активные пчелы смещаются в зону с температурой выше 25°, и таким образом ТП активных пчел 25—36°. Выходы активных пчел в низкотемпературную зону по направлению к источнику света до средины марта были единичными.

Матки никогда не останавливались за пределами температурной зоны 26—34°, хотя и наблюдались кратковременные их заходы без остановок в другие зоны. На основании 120 регистраций температуры в местах расположения покоящихся маток (на уровне грудки) установлено, что средняя предпочитаемая матками температура 30,5±0,2° (Комиссар, 1982).

5 1/2 1—1190

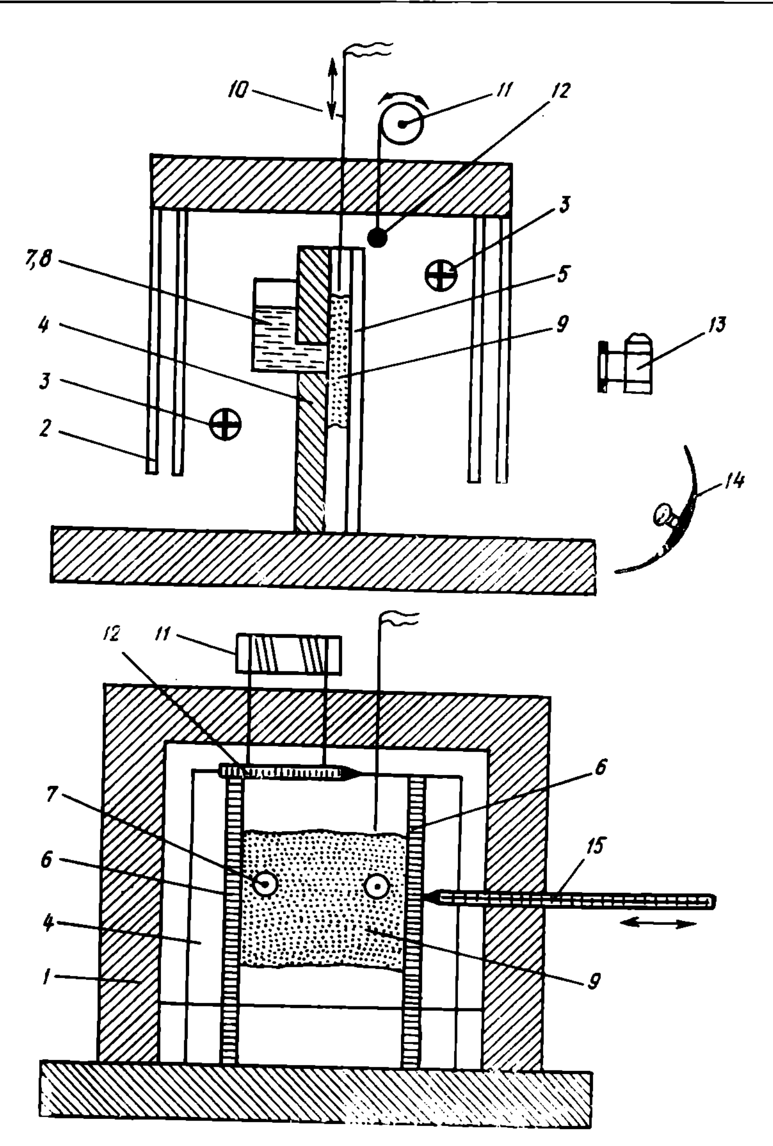
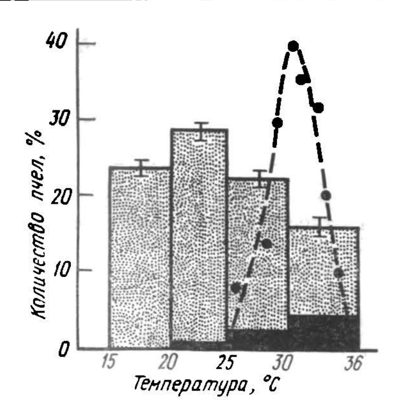


Рис. 1. Принципиальная схема градиент-прибора для изучения термопреферендума медоносных пчел в условиях зимовки: *1* — корпус; *2* — двойные боковые стекла; *3* — нагреватели; *4* — покрытая воском пластина; *5* — стекло; *6* — боковые ограничительные перемещающиеся планки; *7* — кормушка; *8* — поилка; *9* — объем, занятый пчелами; *10* — микротерморезистор; *11* — барабан; *12, 15* — ртутные термометры; *13* — фотоаппарат; *14* — осветитель.

При увеличении и уменьшении мощности нагревателей зоны с оптимальными температурами смещались соответственно вниз или вверх, а температура в каждой точке изменялась на 5°. При этом пчелы быстро уходили из неблагоприятной зоны. Особи, находящиеся в пределах благоприятных температур, практически не реагировали на это изменение температуры, и реакция семейки в целом определялась реакцией пчел, попавших в неблагоприятную зону.

Наблюдения за 10 мечеными пчелами на протяжении 5 дней (8—10 регистраций в день с интервалом 1 ч в дневное время) не позволили выявить различий между отдельными особями в выборе температурной зоны: меченые пчелы были зарегистрированы во всех четырех условно выделенных нами температурных зонах 15—20; 20—25; 25—30; 30—36°.

Рис. 2. Распределение пчел в вертикальном градиенте температуры (черные столбики — распределение активных пчел, пунктир — распределение маток, вертикальные линии — ошибка среднего).



Наличие пассивного дрейфа пчел не позволяет интерпретировать эти данные как следствие физиологической необходимости в смене температурных зон.

Обсуждение результатов. Медоносная пчела, как общественное насекомое, проявляет нормальное поведение только в составе хотя бы небольшой семьи: одним из примеров такого поведения является продолжительное сохранение состояния покоя и минимальной активности в зимний период. Изучение ТП пчел в составе семейки возможно только зимой, когда отсутствует расплод и когда только минимальная активность и минимальные затраты энергии обеспечивают их выживание. По нашему мнению, ТП пчел зимой — это выбор условий, способствующих сохранению состояния покоя при минимальных затратах энергии: минимальность потребления кислорода другими насекомыми в области предпочитаемых температур ранее наблюдал Л. А. Зенякин (1937).

При повышении температуры потребление кислорода активными пчелами уменьшается (Stussi, 1967), и поэтому наблюдаемое нами смещение ТП активных пчел можно объяснить стремлением их в зону, где затраты энергии для этого уровня активности минимальны. С другой стороны, потребление кислорода покоящимися пчелами увеличивается с повышением температуры (Stussi, 1967; Heusner, Stussi, 1964), и поэтому можно было бы ожидать смещение неактивных пчел в зоны более низких температур, чего мы не наблюдали: распределение покоящихся пчел в градиенте температур с учетом пассивного дрейфа в первом приближении можно считать равномерным от 15 до 36°. Постоянное перемещение пчел в пределах этой зоны и сдвиг ТП активных пчел в зону 25—36° показывает, что для нормальной жизнедеятельности пчел необходим достаточно широкий диапазон температур. О существовании двух предпочитаемых температурных зон у жуков *Tribolium castaneum* было известно ранее (Amos et al., 1968).

Полученная нами средняя предпочитаемая матками температура 30,5° хорошо совпадает с оптимальной для хранения изолированных от пчел маток 30° (Szabo, 1968). Перемещение пчел в пределах предпочитаемых температур может быть вызвано какими-то физиологическими изменениями в их организме: поэтому обычно применяемый в лабораторных условиях режим содержания насекомых при постоянных температурах в термостатах может быть неблагоприятным для них. При содержании в условиях градиента температур они могут выбирать условия в соответствии с их изменяющимся физиологическим состоянием. По нашему предположению (Комиссар, 1981), перемещение пчел в зимнем клубе необходимо для удаления избытка метаболической воды.

Условия в градиент-приборе и в ульях с градиентом температуры имеют существенные отличия от условий в зимнем клубе. Одним из главных отличий, по нашему мнению, является различный водный режим (таблица). Минимальная активность пчел, как в ульях с вертикальным градиентом температуры, так и в градиент-приборах, позволяет утверждать, что эти отличия не являются принципиальными, а целый ряд условий, ранее считавшихся необходимыми для сохранения пчелами состояния покоя (структура клуба с его температурным, газовым и влажностным режимами, пребывание части пчел при низких температурах) не являются обязательными.

Исходя из концепции Л. А. Зенякина (1937), который рассматривал ТП как «динамическую реакцию организма, приводящую к условиям, связанным с наименьшей затратой энергии», можно предположить, что условия существования пчел во внешней оболочке зимнего клуба не являются оптимальными, так как при возможности выбора пчелы избегают температур ниже 15°. Поэтому может существовать температурный режим содержания пчел энергетически более выгодный, чем режим зимнего клуба

Основные отличия условий зимовки пчел в градиент-приборе от условий при обычной зимовке в зимнем клубе

Фактор	В зимнем клубе	В градиент-приборе
Количество пчел, зашедших в пустые ячейки	30—60 %*	0
Плотность расположения пчел, особей/куб. см	2,7	1,6—1,8
Зазоры между пчелами	минимальны	1—5 мм
Концентрация CO_2	1—4 %*	нормальная**
Влажность воздуха	высокая**	низкая**
Градиент температуры	радиальный	вертикальный
Его величина, град/см	1—3	2
Предельная температура в зоне расположения пчел: верхняя	28—30°**	36°
нижняя	6—8*	12—15°
Возможность выбора пчелами температурной зоны	жестко ограничена	неограничена
Выделение тепла пчелами	необходимо	излишне
Вода в организме пчел	избыток или баланс	недостаток или баланс
Восстановление водного баланса	испарение воды	потребление воды из поилки

* — Литературные данные; ** — наши оценки на основе известных коэффициентов диффузии и зазоров между пчелами.

с его жестко заданным соотношением объемов с разными температурами и наличием непредпочитаемой (неблагоприятной?) зоны с температурой 7—15°. Практическая реализация такого режима, одним из возможных вариантов которого является зимовка в условиях выбора предпочитаемых температур, позволила бы улучшить ее качество и избежать непроизводительных затрат кормов. Косвенным подтверждением существования такого режима является минимальный обмен у пчел в грозди покоящегося роя при внешней температуре 14—19°: каждая пчела при этом потребляет только 1 мг меда в сутки (Heinrich, 1981), в то время как в зимнем клубе при идеальной зимовке — минимум 2 мг. В наших опытах (Комиссар, 1980) по зимовке небольших семеек пчел в условиях свободного выбора предпочитаемых температур в ульях с вертикальным градиентом температуры пчелы во время зимовки тратили около двух миллиграмм на пчелу в сутки, и при этом качество зимовки не зависело от величины семейки, в то время как качество зимовки обычных пчелиных семей всегда зависит от величины семьи.

Согласно гипотезе Б. З. Кауфмана (1985), по ТП насекомых можно судить о температурах в период становления вида. Высокий (15—36°) ТП медоносных пчел зимой может свидетельствовать, что эти пчелы первоначально приспособились сохранять низкую активность при продолжительных теплых засушливых периодах, когда в природе нет источников нектара и пыльцы. Такие условия имеют и имели место в тропических зонах, и поэтому наши данные о термопреферендуме медоносных пчел зимой косвенно подтверждают гипотезу об их тропическом происхождении.

Выводы. 1. Градиент-приборы с вертикальным градиентом температуры позволяют одновременно работать с большими группами насекомых без отрыва от предметов или кормовых субстратов из естественной среды обитания и могут быть использованы как для изучения термопреферендума, так и для продолжительного содержания насекомых в оптимальных условиях.

2. Медоносные пчелы во время зимовки в градиент-приборе почти равномерно размещаются и перемещаются в интервале температур от 15 до 36°. Причины и закономерность таких перемещений не установлены. Активные передвигающиеся пчелы смещаются в зону 25—36°, их количество подвержено суточной ритмике и составляет 5—10 % общего количества пчел. Матки предпочитают относительно узкий диапазон температур 26—34° с явным предпочтением 30°.

3. Для поддержания у пчел состояния зимнего покоя не обязательно непосредственное воздействие на них низкой температуры, повышенных концентраций углекислого газа и паров воды, имеющих место в зимнем клубе, а достаточно только наличия низкотемпературной зоны за пределами расположения пчел.

4. В режиме свободного выбора предпочитаемой температуры пчелы небольших семеек поддерживают такой же низкий уровень обмена веществ, как и при идеальной зимовке обычных пчелиных семей, что позволяет рекомендовать этот режим для практического использования.

5. Относительно высокие предпочитаемые температуры у зимующих пчел подтверждают гипотезу о тропическом происхождении вида и первичном возникновении репродуктивной диапаузы, когда пчелы сохраняют очень низкую активность, как реакции на продолжительный теплый засушливый период, когда в природе отсутствуют цветущие растения. Это дает основание для поиска идеальных температурных режимов для зимовки пчел в области температур выше 10°, в то время как сейчас идеальными считаются низкотемпературные режимы от 0 до 8°, когда половина пчел зимнего клуба находится при температурах ниже 15°, избегаемых при возможности свободного выбора температурной зоны.

Зенякин Л. А. К вопросу о связи термической преферации с реакцией газообмена на температуру у Operophthera brumata L. и Chloridea obsoleta F. (Lepidoptera) // Энтомол. обозрение.— 1937.— **27**, N 3/4.— С. 174—180.

Кипятков В. Е., Шендерова С. С. Сезонные изменения поведения муравьев Formica polictena в искусственном гнезде с градиентом температуры // Зоол. журн.— 1986.— **65**, N 12.— С. 1847—1857.

Кауфман Б. З. Возможное эволюционное значение реакции термопреферендума пойкилотермных животных // Журн. общей биологии.— 1985.— **46**, № 4.— С. 509—515.

Комиссар А. Д. Зимовка нуклеусов // Пчеловодство.— 1980.— № 8.— С. 12—13.

Комиссар А. Д. Водный обмен пчел зимой // Там же.— 1981.— № 10.— С. 11.

Комісар О. Д. Умови зимівлі бджолиних маток // Бджільництво.— 1982.— Вип. 15.— С. 9—11.

Рагим-Заде М. С. Термический преферендум различных экологических рас медоносных пчел // Сб. научно-исследовательских работ по пчеловодству.— Рыбное, 1975.— С. 22—25.

Чернышев В. Б. Суточные ритмы активности насекомых и прикладная энтомология // Тез. IX съезда ВЭО.— Киев, 1984.— С. 237—238.

Amos N. G., Waterhouse F. L., Norma A. S. Temporal distribution of Tribolium castaneum Herbst and Cadra cautella Walker on temperature gradients // Experientia.— 1968.— **24**, N 1.— P. 86—87.

Bruckner D. Vergleichende Untersuchungen zur Temperaturpraeferenz von ingezuchteten und nicht — ingezuchteten Arbeiterinnen der Honigbiene (Apis mellifica) // Apidologia.— 1976.— **7**, N 2.— P. 139—149.

Bruniquel S. Observation sur la biologie d'Aphaenogaster subterranea Latr. (Formicoidea, Myrmicidae). Etude experrimental du preferendum thermigue // Bull. Sos. hist. natur. Noulouse.— 1978.— **144**, N 1/2.— P. 160—171.

Esch H. Uber die Korpertemperaturen und Warmehaushalt von Apis mellifica // Z. vergl. Physiologie.— 1960.— **43**, N 1.— P. 305—335.

Heinrich B. The mechanism and energetics of honeybee swarm temperature regulation // J. Exp. Biol.— 1981.— **91**.— P. 25—55.

Heran H. Untersuchungen über den Temperatursinn der Honigbiene (Apis mellifica) unter besonderer Berucksichtigung der Wahrnehmung strahlender Warme // Z. vergl. Physiologie.— 1952.— **34**.— P. 179—206.

Heusner A., Stussi T. Metabolisme energetique de l'abeille isolee: son role dans la thermoregulation de la ruche // Insectes Soc.— 1964.— **11**, N 3.— P. 239—266.

Stussi T. Thermogenes de l'abeille et ses rapports avec le niveau thermique de la ruche // These Doct. Sci. natur. Fac. sci. Univ. Lyon.— 1967.— 367 p.

Szabo T. I. Overwintering of honeybee queens. 1. Maintenance of queens in solitary confinement // J. Apicult. Res.— 1975.— **14**, N 2.— P. 69—74.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 30.10.89